CONSEIL PERMANENT INTERNATIONAL POUR
L'EXPLORATION DE LA MER
CHARLOTTENLUND SLOT. — DANEMARK

RAPPORTS
ET
PROCÈS-VERBAUX DES RÉUNIONS

VOLUME CI
4ÈME PARTIE

COMPARATIVE STUDIES OF THE FLUCTUATIONS IN THE STOCKS OF FISH IN THE SEAS OF NORTH AND WEST EUROPE
2ND PART

WHAT PHYSIOLOGICAL PROBLEMS ARE OF INTEREST TO THE MARINE BIOLOGIST IN HIS STUDIES OF THE MOST IMPORTANT SPECIES OF FISH?
2ND PART

EN COMMISSION CHEZ
ANDR. FRED. HØST & FILS
COPENHAGUE

Prix: Kr. 1.50.

Janvier 1938.

750. I. 1938.

TABLE OF CONTENTS

4ème partie.

1. *Comparative Studies of the Fluctuations in the Stocks of Fish in the Seas of North and West Europe.*
2nd Part.

Relative Strength of Year-Classes of Certain Fishes of the Western Atlantic.
A. Cod. Reporter: HAROLD THOMPSON.....
B. North American Atlantic Salmon. Reporter: A. G. HUNTSMAN.....
C. Haddock. Reporter: WILLIAM C. HERRINGTON.....
D. Herring. Reporter: WILLIAM C. SCHROEDER.....
E. Mackerel. Reporter: O. E. SETTE.....
F. Appendix. The Use of Large-meshed Otter Trawls in the New England Fishery. By WM. C. HERRINGTON.....

2. *What Physiological Problems are of Interest to the Marine Biologist in his Studies of the most important Species of Fish?*
2nd Part.

Beobachtungen über das Sterben gefangener Seefische und über den Milchsäuregehalt des Fischblutes. Von W. v. BUDDENBROCK, Halle.

COPENHAGUE — IMPRIMERIE BIANCO LUNO A/S

MPARATIVE STUDIES OF THE FLUCTUATIONS IN THE STOCKS OF FISH IN THE SEAS OF NORTH AND WEST EUROPE

2ND PART

lative Strength of Year-Classes of Certain Fishes of the Western Atlantic.

A.

COD

REPORTER:

HAROLD THOMPSON

Varying Degree of Geographical Coincidence in Year-Class Abundance.

Representative sampling over a long period of years is necessary to provide adequate data on this subject. This is not available.

From the available data (see accompanying figure) we may conclude:

(1) There are occasional years (e. g., 1924, and possibly 1912, 1917, 1924, 1927) when plentiful year-classes are produced more or less over the whole range of the cod's distribution in the North Atlantic.

(2) There are, on the contrary, probably years of production of poor classes more or less generally over the area. Unfortunately, attention is seldom drawn to the occurrence of poor year-classes, and we are apt to infer that 1914, 1916, and 1920 may, among others, have been such years.

(3) There are most certainly years in which good year-classes are produced in some regions, and moderate or poor year-classes in others. Not only may but regions themselves can on physical grounds be subdivided. Thus we must distinguish east from west Newfoundland, and east and north Iceland from west and south Iceland.

(4) Strictly local or seasonal sampling is liable to cause confusion owing to migrational complications. Thus McKenzie has found, in the autumn spawning here at Halifax, that the relative abundance of the 1918 and 1925 year-classes was reversed in 1934.

(5) Regions covering an extensive range of latitude (e. g., Norway) show great fluctuations, whereas a small and probably self-contained region like Faroe, where currents and eddies may be more uniform from year to year, is said to have no particularly rich or poor year-classes, and certainly cannot be correlated with Iceland.

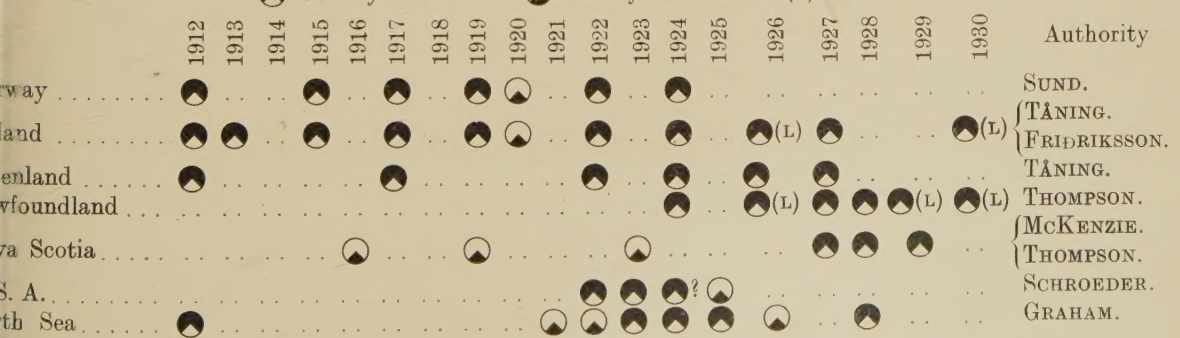
II. Correlation of other Phenomena with Fluctuations.

(1) The varying strength of major currents apparently determines, in some areas, whether fry will be distributed in one or other of the portions of a region. In the northern Newfoundland area, for example, fry may become aggregated in the region of Belle Isle Straits, off southern Labrador, or off the north-eastern Newfoundland coast, according, possibly, to the degree of activity of the Arctic current. At Iceland a year-class may fetch up almost entirely off the north and east, or occupy the more normal south-westerly area. It is conceivable that in occasional years young cod are almost entirely swept out of certain areas. Thus Greenland may be recruited from fish spawning at Iceland.

(2) The degree of availability of the requisite type of food for the newly-hatched fish is often mentioned as a likely cause of varying degree of survival. There is no direct evidence on this subject so far.

Cod Fluctuations.

● Good year-classes. ◒ Poor year-classes. (L) Local.



B.

NORTH AMERICAN ATLANTIC SALMON

REPORTER:

A. G. HUNTSMAN

e fluctuations in fish abundance and their causes
s the central fisheries problem and as such is
worthy of forming the subject of common study
he two sides of the Atlantic. Success in this
perative effort will depend largely upon frequent
parison of results which should prove most
ulating to further endeavour.
of. SIEDLECKI'S fine summary of knowledge
erning the European salmon for the International
ncil for the Exploration of the Sea (Rapp. et
.-Verb., Vol. 101, 1936) provides an excellent
s for an exchange of information, of which I wish
ake advantage.

istics.

n the western side of the Atlantic the salmon
r in all of the three countries, the United
es, Canada and Newfoundland. Formerly salmon
taken in the *New England States* from Cape
north, but they have been eliminated from
ally all the rivers, with the exception of the
bscot in Maine. The amount taken in recent
s has been in the neighbourhood of 20,000 lb.
ually. Statistics have been secured periodically
more frequently in the last decade. Salmon
r in the rivers all along the *Canadian coast* and
3,000,000 to 6,500,000 lb. are taken annually.
iled statistics (in Reports, Fisheries, 1878 to
, and Fisheries Statistics 1917 to date) for the
us districts have been collected quite consistently
nearly seventy years and generally throughout
period the fish have been sufficiently valuable
nsure comparative steadiness in fishing effort, in
parison with the condition for many other species
hes. As a result the statistics can be held to have
derable biological value as representing com-
tive abundance.

Newfoundland waters salmon occur generally,
round the island itself and on the Labrador coast
he way to Hudson strait, though rare beyond
dale. Statistics are available only for the last decade or so and for the most part only as totals (Annual Reports, Fisheries). Amounts have varied greatly with changing conditions, a big export trade in chilled salmon having developed since 1926. From 3,000,000 to 6,000,000 lb. have been taken annually in recent years.

Life History and Year-Classes.

The study of the relative abundance of year-classes began in relation to purely marine fishes, notably the herring and the cod, with a comparatively simple life history, passed through under comparatively uniform conditions. It is fairly obvious that the salmon requires somewhat special treatment since it spends around half its life in fresh-water streams and the other half in the sea, and since the bulk of the fish available for capture are maturing virgin fish, owing to the fact that but a small proportion survives for a second spawning. SIEDLECKI reports that the age analyses of European salmon show that the individuals bred in one year form the most important part of the population only once. While age analyses of North American salmon are as yet comparatively few (MENZIES 1925, CALDERWOOD 1927, PHELPS and BELDING 1930, HUNTSMAN 1931, LINDSAY and THOMPSON 1932, BLAIR 1935), and while they show that in quite a few places the proportions of re-spawners are higher than reported for European waters, it may be confidently affirmed that on the whole the fish born in a given year form the most abundant class only during one year. If this is true, there is no hope of assessing the relative abundance of successive year-classes merely by ascertaining their relative proportions in samples taken in successive years, which method has been so fruitful in the study of herring and cod. It will be necessary to combine the results of age analysis with the data of the fisheries.

SIEDLECKI has remarked on the uniformity in the constitution of the shoals of salmon in the south-eastern Baltic and also of the salmon in the Scottish rivers, one, or at the most, two year-classes predominating every year. It seems probable that this

condition will be found to occur in general in North-American waters, and, in so far as it exists, it will be feasible to deal satisfactorily with the fisheries' statistics by themselves as being fairly indicative of year-class abundance. It will be necessary, however, to realize that a particular year-class is certain to affect by its abundance or scarcity the statistics for all the years in which it contributes to the fishermen's catches. Only by age analysis is it possible to determine the extent of such contribution and the particular year-class principally responsible for the fishermen's catch in a given season and locality.

The abrupt change in the life of the salmon at the smolt stage that is involved in descent to the sea, and the comparatively very rapid growth in the sea make it desirable to define two types of year-classes. In addition to the usual one based upon the year of birth, which may be distinctively designated the birth year-class, there seems a need for some purposes of referring the fish to the year of descent to the sea as smolt. This I will designate the smolt year-class. Grilse will thus all belong to the smolt year-class of the preceding year, small salmon to that of the second preceding year and big salmon to that of the third preceding year.

Populations versus Races.

The year-classes of salmon that are most abundant vary with the locality, each local population tending to be characterized by having particular age-groups in about the same relative proportions year after year. Following the classical work of HEINCKE on the herring, local peculiarities in the various species of fishes have commonly been considered to be racial. However, proof has been lacking that the peculiarities were racial rather than the effect of the environment on each generation. Evidence is accumulating that the characters considered racial may be produced directly by the environment, whether they be body proportions, numbers of vertebrae, type of growth-rate or seasonal behaviour in spawning or migrating. Owing to their at least moderately precise relation to particular rivers, the populations of salmon have to a greater extent than those of purely marine species, such as herring and cod, the necessary isolation to develop geographical races. Nevertheless there is evidence that mixing can readily occur since kelts from one river have been shown to enter other rivers and even traverse the entire range of the species from the bay of Fundy to northern Labrador.

For North American rivers the salmon exhibit differences similar to those for European rivers, upon which SIEDLECKI following MENZIES relies as evidence "that in every river exists a special race". In Canadian waters the greatest difference is shown between the rivers at the head of the bay of Fundy and those of Chaleur bay, particularly the Cascapedia. Those of the former locality have two-year smolts and practically all, females as well as males, spawn as grilse; those of the latter have a very considerable proport of three and four-year smolts and spawn as two- year and three-sea-year salmon, grilse being usu few and practically all males. Also the former e the river only very late, while the latter enter at beginning of the season. The greater value of la fish that run early, coupled with a belief in ra caused the Canadian government to incur he expense in breeding from such fish. To test the va of such procedure an experiment was begun in 1 and completed in 1936, in which fry from Chal bay salmon (early-running large fish) were plante East Apple river in the middle of the head of bay of Fundy, where the salmon run only late a are practically all small. They were carefully follo through their life history and compared with local fish (Ann. Rep. Biol. Board, 1932—1936) quite failed to show any appreciable difference fr the local fish either in time spent in fresh water, time spent in salt water, in season of return to riv or in size at maturity. So far as it goes, this exp ment, planned as a crucial one, has negatived theory of races.

On the other hand, differences between the lo populations are seen more and more clearly as rela to the character of the environment. Similarly to British, Norwegian and Swedish salmon, the ri life of Newfoundland and Labrador salmon is so what progressively longer going northward (LINDS and THOMPSON), as is also that of New Brunsw and Gaspé salmon (CALDERWOOD; PHELPS BELDING; HUNTSMAN). Similarly there is progressiv slower sea growth of the Newfoundland and Labra salmon going from south to north (LINDSAY THOMPSON). Also evidence is accumulating that number of years spent in the sea before return va inversely with the temperature of the sea and w the ease of return. The prevailing south-west wi of summer concentrate the surface water at the he of the bay of Fundy and of the large bays of the so coast of Newfoundland, giving a high sea temperat and taking the fish to the coast near the river mout thus making return easy. These are the districts wh the salmon return predominantly as grilse.

North American salmon return to the rivers in locality or another in all months of the year. Sea of return is seemingly dependent upon the temperat of the sea being sufficiently high and upon the occ rence of satisfactory freshets in the rivers. western part of the outer coast of Nova Scotia al has salmon entering the rivers during the wi months, this in correspondence with the occurre of the highest sea temperatures in winter. The Sa John river of New Brunswick has an extensive va watershed, with a large discharge, and its sal enter in all months, except the three with the low temperatures in the sea (bay of Fundy). The Ap river at the head of the bay of Fundy, with lo winter and higher summer sea temperatures, with small discharge from spring to fall, has salmon entering only in the fall near spawning ti

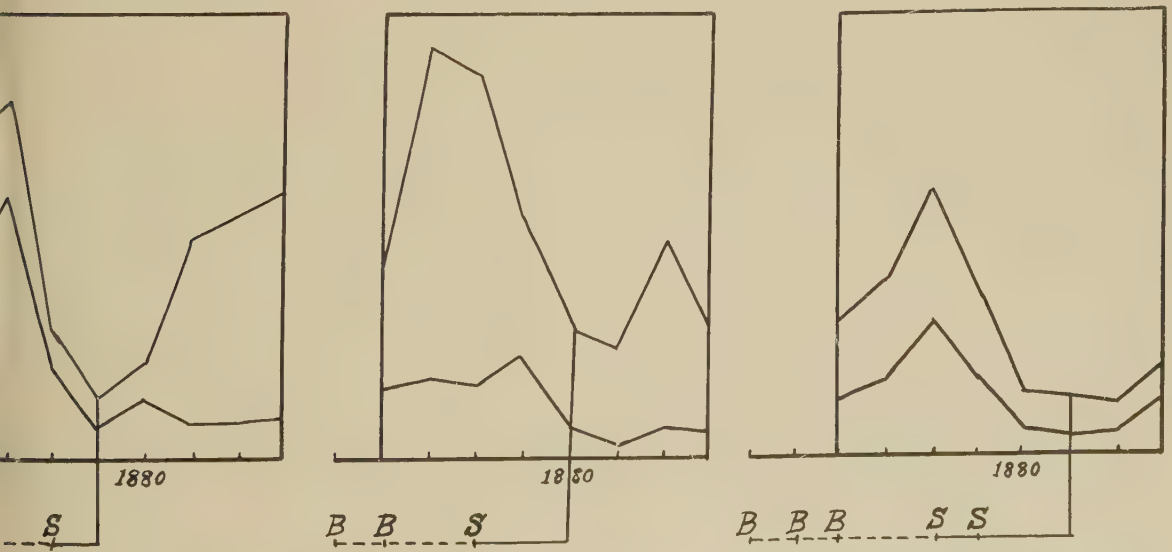
iodic Scarcity and smolt Year-Classes.

n angler (GRISWOLD, 1929) was the first to notice arcity occurring every nine years in the salmon ıe Grand Cascapedia and Restigouche rivers, and ell in the commercial catches of Quebec and New nswick. PHELPS and BELDING (1931) confirmed for the Restigouche angling catch in a very ough analysis, finding the period to be nine or years. Independently HUNTSMAN (1931) dis-ered it as occurring generally in the commercial hes and as far back as statistics have been ected. The average length of the period was rmined as 9·6 years in close agreement with a odicity in abundance of various fur-bearing nals (snowshoe rabbit, lynx, marten etc.) of the rior of Canada. The ruffed grouse (*Bonasa*) of the rior shows a similar period.

RISWOLD, following an idea advanced by OTTO TERSSON, has attributed the scarcity to a nine- tidal cycle, but no sufficiently good agreement en with either tidal or sun-spot cycles. The years reatest scarcity of salmon were found to vary in ewhat orderly fashion with the district, the head ıe bay of Fundy, the main part of New Bruns- and the Gaspé peninsula in order from south orth having the scarcity progressively later with ly intervals. For this and another reason I placed 'action of the unknown factor in the river period ral years before its effect is apparent in the hes."

we relate life history to year of occurrence of the city, the matter will be more clear. The scarcity es in degree and in distinctness from period to period, as well as from one district to another. The most pronounced scarcity was about 1880. In Figure 1 are given the courses of the commercial catches through that time of scarcity in two portions of each of the three districts mentioned above and the scarcity is brought into relation with the life history of the local salmon of each district, the principal birth year-classes (B) and smolt year-classes (S) involved in the scarcity being shown. From south to north the mid-years of scarcity are 1879, 1880 (1880$^1/_2$) and 1881; the corresponding smolt year-classes are 1878, 1878 and 1878—9; and the corresponding birth year-classes are 1876, 1875—6 and 1874—6. The year of scarcity is progressively later, the smolt year-class coincides or possibly becomes later, while the birth year-class rather definitely becomes earlier. Any common cause will then operate between birth and the smolt stage, that is, in the river life, and nearer the smolt stage. The unknown factor can best be considered as acting upon a particular smolt year-class, previous to its descent to the sea.

Study of the river life has revealed the chief mortality of the larger parr as due to fish-eating birds (belted kingfisher and American merganser), which nest and rear their young along the salmon streams (WHITE, 1936, 1937). These birds are largely unable to secure food when the streams are swollen and murky, as in rainy weather. I have accordingly explored the possibility of dry summers being responsible for increased mortality of the large parr (of the smolt year-classes related to the times of salmon scarcity) by restricting their habitat and exposing them to attack by birds. The last scarcity



. Courses of salmon fisheries from 1876 to 1883. Left: head of bay of Fundy, Minas basin above and Petitcodise below. Middle: eastern New Brunswick, Richibucto river below and Miramichi river above. Right: Gaspé nsula, Bonaventure county above and Gaspé county below. Life histories of local salmon indicated for year-classes involved in mid-year of scarcity; B, birth year-class and S, smolt year-class.

affected chiefly the 1926 and 1927 smolt year-classes and in correspondence with this the summers of 1923 to 1926 prove to have been dry, as shown by both rainfall and river discharge records. Pronounced scarcity of salmon is thus seen to follow with the proper interval, a succession of dry summers.

The records of neither rainfall nor river discharge are sufficiently comprehensive to give a very adequate basis for relating dry summers to salmon scarcity. Nevertheless, a fairly good correlation is evident in Figure 2, which gives the courses of the Miramichi salmon fishery for the past sixty-eight years and of the summer rainfall at Chatham near the mouth of the river, whose watershed is broad and of rather uniform slope. It is indicated how the most pronounced times of scarcity, 1880—81, 1919—20 and 1928—9, were preceded at the proper interval by periods of four successive dry summers.

It may be seen in Figure 2 that there are short periods of one to three dry summers intervening between those which cause the periodic scarcity of salmon. When most definite, which was around 1900, they made the periodic scarcity less evident, tend to produce intervening scarcities.

It is to be noted that, while no successive scarci at nine- or ten-year intervals are to be seen in Sr LECKI'S Diagram 3 of the salmon fishery results seven European countries over a thirteen-year peri there is some evidence of scarcities of salmon in Wye, as well as for the British and Norweg fisheries in general during the last twenty ye (HUTTON 1934) and in the Tyne for a fifty-y period (STORROW 1932), corresponding to the m pronounced ones for Canadian waters. A comm primary factor (movements of air masses?) proba acts, though in somewhat different fashion, on b sides of the Atlantic.

Dominance of Year-Classes.

Since for salmon each birth year-class domina the catch for only one year, the dominance of year-class over others is to be seen only by compar the catches for successive years. As the direct eff of a dominant year-class is so short, interest in

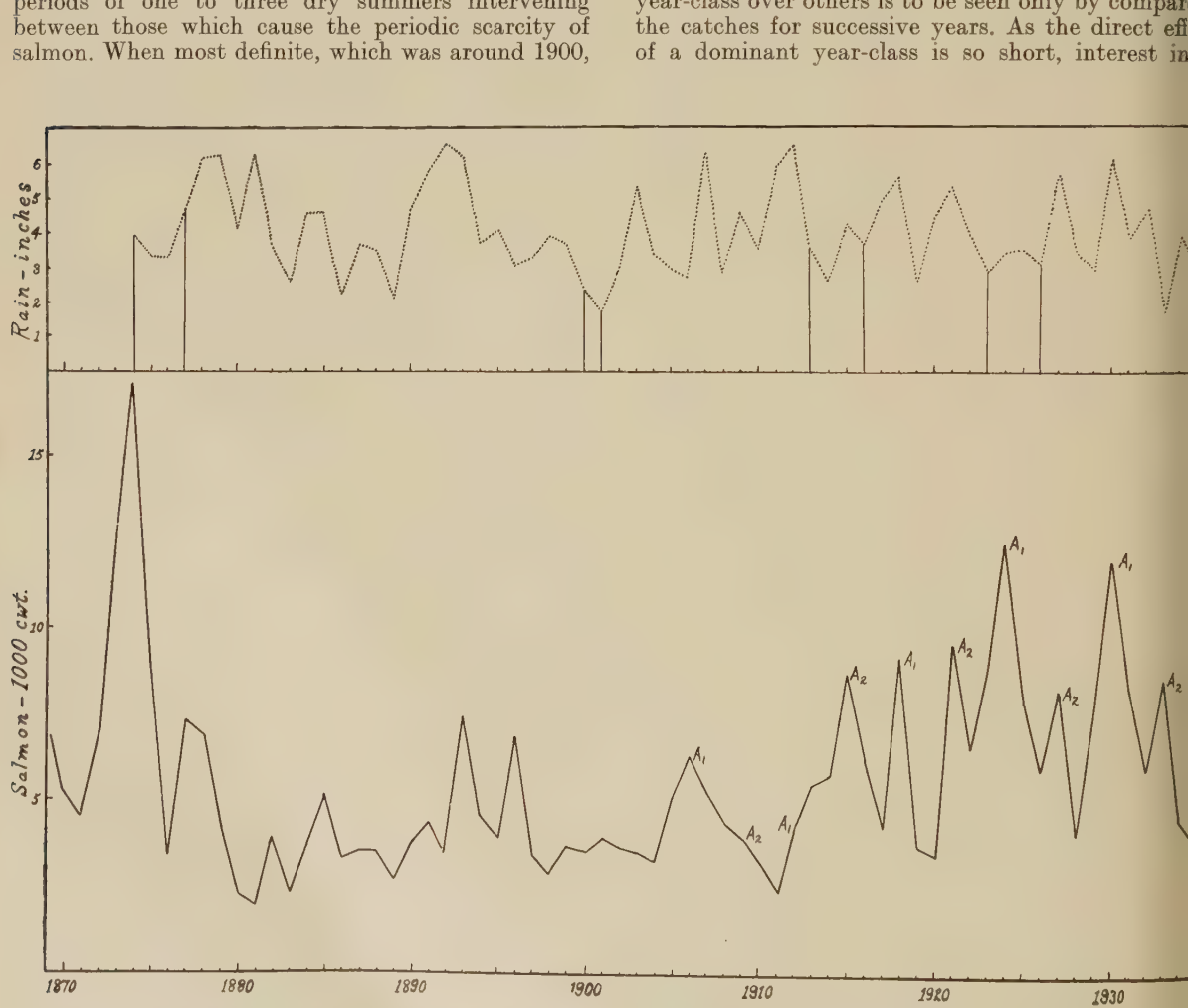
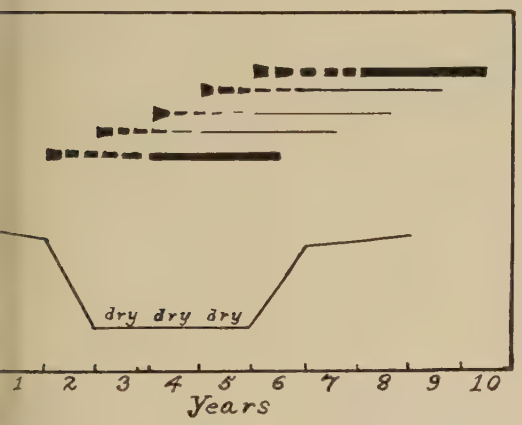


Fig. 2. Course of Miramichi salmon fishery from 1870 to 1936. Mean rainfall for July—August at Chatham fr 1874 to 1936.

e chiefly in knowing its cause or in following its ct effect in producing as offspring another ıant year-class. An outstanding example of such was the Pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus*) of the Fraser river, which continued to be nely abundant every four years (the length of f the majority of the fish) for a considerable l until a rockslide in 1914 prevented them from ding the river.

DLECKI finds evidence of good salmon years ing each other at six-year intervals in most of European countries studied. The Canadian tics (HUNTSMAN, 1931) show cycles of from four ht years in different districts in agreement with ngth of life of the majority of the local fish or oldest to be in significant numbers. These lines ominant generations or year-classes derived



Effect of three successive dry years on the numbers non in successive year-classes. River life shown as interrupted line, sea life as a continued line.

sively from each other were recognised as uing for longer or shorter periods, depending the mathematical relationship between the of each generation and the length (9·6 years) e period between successive scarcities. These ties were seen each as favouring a particular ear-class in definite relation to the unfavourable upon the given smolt year-class that was scarce adult stage. In the simplest example, the five-ycle of the Saint John river, dominance was to be transferred every twenty-five years from ne of generations to that immediately preceding the result of the favourable influence of the scarcity factor being so transferred in that time ($5 \times 5 = 25$; $9{\cdot}6 \times 2^1/_2 = 24$, that is one year less). For other cycles the relationship was more complicated and its effects less clear.

Now that a cause is seen for the periodic scarcity, the way in which it produces an unfavourable effect upon one year-class and a favourable effect upon another can be shown. Figure 3 shows how a succession of three dry summers may reduce the stock of successive year-classes, supposing that each at birth is equally abundant. The smolt year-class immediately following the end of the dry period shows the most pronounced adverse effect. The birth year-class immediately following the dry period will be the first to be quite free from the latter's influence and for two-year smolts is definitely the one favoured. Three-year smolts, however, may be sufficiently favoured by having their last two river years without drought, to maintain, or perhaps acquire, dominance.

Maintenance of dominance seems definitely effected by the dominant year-class keeping down the numbers of the following year-classes, particularly during river life. In experiments and in nature salmon parr have been found to eat fry. An exceptionally distinct instance of rather long continued dominance of lines of generations is to be seen in the Miramichi during the period from 1915 to the present (Figure 2). The reason in part seems to be that the prevalent smolt age (three years) is exactly half the full age (six years) at spawning of the main part of the fish. Two lines of dominant generations are thus able to alternate without interfering with each other. That designated A_1, has been throughout more successful than the other, A_2, and of each there have been already four generations, without any indication of the condition disappearing. Its origin may be referred to the two very dry seasons of 1900 and 1901, which acted over the whole Miramichi watershed in favouring the birth year-class of 1901, as shown by the large catch of salmon in 1906. Such synchronization of all parts of the river system is necessary if the phenomenon is to be apparent. The force that produces it can also destroy it, and the dry periods of 1905—6 and 1908—9, coming at the wrong time in the cycle, at least prevented dominance of year-class 1904 in 1909 and of year-class 1907 in 1912. However, beginning with 1910, every third year has been relatively dry, which has been the right time in the cycle to ensure its maintenance. Thus rainfall is seen to be the outstanding influence in determining fluctuations in the abundance of Atlantic salmon in Canadian waters.

C.

HADDOCK

REPORTER:

WILLIAM C. HERRINGTON

D.

HERRING

REPORTER:

WILLIAM C. SCHROEDER

E.

MACKEREL

REPORTER:

O. E. SETTE

C.

The annual average catch per day's fishing for large trawlers shows that since 1914 the haddock population of the Georges Bank region (Statistical Area XXII) has travelled through two cycles of abundance. From a minimum during 1914—1916 the abundance increased to a maximum about 1919, dropped to a minimum in 1923, increased to a maximum in 1927, fell to an all-time low in 1930—31, and then increased to 1935, which is probably not the maximum of the present cycle.

Separate records of the catch of scrod haddock ($1^1/_2$ to $2^1/_2$ pounds) and large haddock ($2^1/_2$ pounds and over), beginning in 1924, show that an increase or a decrease in the population of marketable sized haddock (as shown by the catch per day) in every case has been preceded or accompanied by a large increase or decrease in the catch of scrod, indicating that fluctuations in the population of marketable haddock are caused by fluctuations in the abundance of the incoming year-classes. This explanation is supported by studies of growth-rate and by scale readings.

On the basis of preliminary figures of the scrod catch per fishing day, the year-classes rank in descending order of abundance as follows: 1922, 1933, 1924, 1921, 1929, 1931, 1920, 1932, 1923, with 1925, 1926, 1927, 1928, and 1930 all very poor. There is evidence that the cull of the 1923—1927 period was more severe than at present: i. e., more of the smaller sizes were discarded, which makes it highly probable that the year-classes contributing to the scrod catches of this period were under-emphasized. A. W. H. NEEDLER's 1930 analysis of scale samples of Nantucket Shoals haddock for 1924—1928 places the chief year-classes in the order of 1921, 1920, 1922, as compared with 1922, 1921, 1920 for Georges Bank from our scrod analysis. As it does not seem likely that there should be any great difference in year-class dominance between Georges Bank and Nantucket Shoals, the safest procedure is to consider that all these three classes were very abundant, but not to attempt definite ranking.

D.

There being no data available on year-classes of herring in the western Atlantic, the reporter collected several hundred scale samples from the Gulf of Maine, but has found it difficult to interpret the material with reasonable accuracy.

E.

According to provisional estimates of age composition of the mackerel population of the western Atlantic [as indicated by the catch per unit of effort of U. S. purse seiners in Statistical Area XXII (New England) and XXIII (Middle Atlantic)], the year-classes were of the following relative abundance:

Year-class	Relative abundance (1923 = 100)
1921	42
1922	31
1923	100
1924	14
1925	0·5
1926	0·1
1927	7
1928	77
1929	19
1930	66
1931	141
1932	13
1933	150
1934	77

Samples from a few catches by U. S. purse seiners in Statistical Area XXI (Nova Scotia) indicate that the relative strength of year-classes in that region differs from the foregoing.

F.

APPENDIX

The Use of Large-meshed Otter Trawls in the New England Fishery.

s the result of experiments and commercial tests 931 and 1932 the U. S. Bureau of Fisheries has mmended to New England otter trawl operators n time to time during the past four years, the use od-ends with mesh measuring not less than $4^3/_4$ es, stretched measure. Up to the beginning of , these recommendations were followed by but or two operators. However, in November, 1936, Board of Directors of Federated Fishing Boats New England and New York (an organization ıding practically all of the New England operators rge and medium-sized otter trawlers) unanimously d that the members of the Federation should n the use of larger-meshed otter trawls as recom-ded by the U. S. Bureau of Fisheries, to begin February 1st, 1937, and continue for a period of six months, unless terminated at an earlier date by vote of the Board of Directors. The agreement was to apply to all boats with an overall length of more than 70 feet, catching fish other than redfish, *Sebastes marinus*, and whiting, *Merluccius bilinearis*, landed at Maine and Massachusetts ports. Later, the beginning date was postponed to April 1st in order to enable the members to clear up their old supplies of small-meshed cod-ends. The agreement is in force at the present time.

April 22nd, 1937.

Wm. C. Herrington,
U. S. Bureau of Fisheries.

WHAT PHYSIOLOGICAL PROBLEMS ARE OF INTEREST TO THE MARINE BIOLOGIST IN HIS STUDIES OF THE MOST IMPORTANT SPECIES OF FISH?

2ND PART

Beobachtungen über das Sterben gefangener Seefische und über den Milchsäuregehalt des Fischblutes.

Von

W. v. Buddenbrock,
Halle.

legentlich eines Ferienaufenthaltes an der Biologischen Anstalt auf Helgoland im Jahre 1936 hte ich rein zufällig die Beobachtung, dass das von Dorschen, die einige Zeit nach der Einlieıg im Aquarium unter deutlichen Zeichen von nbeschwerden sterben, eine sehr eigentümliche nderung aufwies. Das Blut ist sehr dunkel, purarben und wird auch beim Rühren an der Luft t hell. Die Blutkörperchen sind nicht mehr oval, ern dreieckig oder langgestreckt stabförmig. Die Seiten des Dreiecks waren eingenommen von stark brechenden, stabförmigen, grünlichen Gebilden, den Eindruck von Hämoglobinkristallen erweck. In manchen Fällen waren nur 2 solcher Kri- wahrnehmbar, in wieder anderen nur eines. Die liche Kristallnatur wurde nicht ermittelt, Beobngen im Polarisationsmikroskop gaben keine edigenden Resultate. Wenn also im folgenden g von Kristallbildung die Rede ist, so ist dies *grano salis* zu verstehen. Eine nachträgliche hmusterung der Literatur bewies mir, dass diese achtungen nicht ganz neu sind. Als Erster fand EY 1929 in den Blutkörperchen der Dorschmilz rtige Bildungen, vermochte sie aber nicht recht klären. Wenig später stellte DAWSON 1929 fest, die Blutkörperchen der Seenadel *Syngnathus* im chälchen beim Eintrocknen eine dreieckige Form hmen. Auch er deutet die lichtbrechenden lde an den Kanten als Kristalle und zwar, wie tverständlich, als Hämoglobinkristalle. Neu an en Beobachtungen ist, dass eine Beziehung nt wurde zwischen der genannten Deformierung Blutkörperchen und dem Sterben der Fische. Beziehung erschien interessant genug, um sie er zu verfolgen. In zwei weiteren Ferienaufentn am Meere, im Frühjahr 1937 in Neapel und ommer 1937 wiederum auf Helgoland, wurde Frage daher weiter studiert. Die Möglichkeit, ie See zu reisen, wurde mir durch ein Reisendium gegeben, das der Conseil International l'Exploration de la Mer in Kopenhagen mir in zügiger Weise zur Verfügung stellte. Ich möchte an dieser Stelle hierfür meinen aufrichtigsten aussprechen.

Die Ursachen der Deformierung der Blutkörperchen.

DAWSON hat die Meinung vertreten, dass das Dreieckigwerden der Erythrocyten eine osmotische Erscheinung sei. Im grossen und ganzen dürfte dieses stimmen. Man muss also annehmen, dass den Blutkörperchen in irgend einer Weise Wasser entzogen wird. DAWSON ist es bei *Syngnathus* ja auch gelungen, die Deformation der Blutkörperchen durch Eintrocknen im Uhrschälchen künstlich hervorzurufen. Bei frischem Blut gesunder Dorsche gelingt dieses nach meinen Erfahrungen nicht. Dagegen habe ich feststellen können, dass bei Deckglaspräparaten vom Blut kranker Tiere, bei dem zunächst noch keine Kristalle sichtbar sind, solche nach einiger Zeit am Rande des Präparates auftreten, wo die Verdunstung am stärksten ist. Man kann also annehmen, dass in diesen Fällen die Erythrocyten dem Zustande, in welchem das Hämoglobin auskristallisiert, schon ziemlich nahe sind. Die Eindickung des Blutserums infolge der Verdunstung am Rande führt dann schnell zur Überschreitung der Grenze.

Um näher zu ergründen, aus welchen Ursachen die Blutkörperchen die geschilderte dreieckige Form annehmen, wurden zwei Versuchsserien angestellt.

A. Durch welche Mittel lässt sich die Dreieckform wieder in die normale Form zurückverwandeln?

Es hat sich im Laufe der Untersuchung ergeben, dass dieses auf sehr verschiedene Weise möglich ist.

1. *Aqua dest.* Vorsichtiges Hinzufügen von destilliertem Wasser bringt die dreieckigen Blutkörperchen allmählich zum Quellen. Es entstehen gewisse Übergangsformen, bis endlich die normale, ovale Form wieder in Erscheinung tritt. Geschieht die Zufügung des Wassers zu schnell, so hämolysieren viele Blutkörperchen, das heisst, sie platzen, und man sieht dann nur ihre Kerne herumschwimmen.

2. *Schütteln mit Luft.* Es ist mir in einem einzigen, aber vollkommen einwandfreien Falle gelungen, durch lang anhaltendes Schütteln im Barcroftapparat die Blutkörperchen zur normalen Form zurückzubringen.

Der Versuch dauerte nahezu 2 Stunden. Er kann wohl so gedeutet werden, dass hierbei ein osmotisch wirksamer Stoff wegoxydiert wird. Auf die Sauerstoffaufnahme während des Versuches komme ich später zurück.

3. *Zusatz von Alkalien.* Allmähliches Hinzufügen von Ammoniak, doppelkohlensaurem Natron oder Kalilauge bedingt ebenfalls, dass die Erythrocyten wieder ihre alte Form zurückgewinnen. Es ist hierbei gleichgültig, ob die Alkalien in Wasser gelöst werden oder in 2 % NaCl. Sicherlich ist also nicht das Wasser das Entscheidende, sondern die OH-Ionen. Von einigem Interesse ist hierbei, dass Ammoniak und $NaHCO_3$ bedeutend wirksamer sind als KOH, mit dem der Versuch nur sehr schwer gelingt. Eine befriedigende Erklärung für diese Unterschiede vermag ich nicht zu geben. Aus diesem dritten Versuch muss wohl geschlossen werden, dass der osmotisch wirkende Stoff eine Säure ist. Um Kohlensäure kann es sich dabei nicht handeln, da es sonst viel leichter gelingen müsste, sie durch Luft zu vertreiben.

Die zweite Versuchsreihe knüpft an die folgende Frage an.

B. Durch welche Mittel lässt sich die Deformierung der Blutkörperchen künstlich hervorrufen? Auch hierbei handelt es sich um Behandlung von Blutproben ausserhalb des Tierkörpers.

1. *Verdunstung.* Es wurde bereits bemerkt, dass einfache Verdunstung unter Umständen zum Ziele führt. Ausserdem ist es mir möglich gewesen, das Blut durch Stehenlassen im Exsiccator über Chlorcalcium zu verändern. Das nähere zeigt nachstehendes Protokoll.

Zahl der Blutkörperchen	Zeit	Sauerstoffaufnahme	Bemerkungen
1,760,000	12 Uhr	11 Teilstr.	Blut eines grossen, ziemlich matten Tieres, Blut nicht sehr hell
1,840,000	17 -	7 —	Hämoglobin beginnt auszukristallisieren
2,140,000	20·30 -	4·5 —	
2,624,000	9·30 -	3 —	Hämoglobin ist auskrist. Blutkörp. sind dreieckig

Bei der Beurteilung des Versuches muss man das folgende bedenken. Der Versuch dauerte beinahe 24 Stunden, während der Versuch im offenen Schälchen sehr kurzfristig ist. In dieser ganzen Zeit vollzieht sich der Stoffwechsel der Blutkörperchen. Man muss sich also darüber klar sein, dass sich beim Verdunstungsversuch im Exsiccator ausser dem Wassergehalt des Blutes noch andere Faktoren verändern.

2. *Zusatz von osmotisch wirksamen Substanzen* ist mir merkwürdigerweise nicht gelungen, durch satz von NaCl zum Blut das Auskristallisieren Hämoglobins zu erzwingen. Wenn man reichlich zusetzt, kommt es zwar zu Schrumpfungen Blutzellen, die charakteristischen Dreiecksfor gewahrt man aber nicht. Ich gebe aber zu, Versuche nicht hinreichend ausgedehnt zu ha Dagegen gelang es leicht durch Zusatz von Milchsä Hierzu wurden 2 Tropfen 5 % Milchsäure zu 2 frischen Blutes zugesetzt und das Ganze über N im Eisschrank gelassen. Am nächsten Morgen ze sich der Beginn von Kristallbildung. Nach di Erfahrungen ist es mindestens wahrscheinlich, auch der Erfolg des jetzt zu schildernden Versu darauf beruht, dass sich Milchsäure bildet.

3. *Stehenlassen unter Stickstoff.* Wenn man Dor blut mit Stickstoff durchschüttelt, bzw. ihn läng Zeit durchleitet und das Blut dann über Na stehen lässt, sind ebenfalls häufig am nächsten T Kristallbildungen zu beobachten. Man kann anneh und, wie später zu zeigen ist, auch beweisen, beim Stehenlassen des Blutes Milchsäure angereic wird. Es besteht also aus verschiedenen Gründen Vermutung, dass der osmotisch wirksame Stoff Mi säure ist.

Nachdem der Verdacht erweckt war, dass Milchsäure diejenige Substanz sei, die osmotisch w sam die Blutkörperchen verändert, bin ich d übergegangen, sie im Blut verschiedener Herk und verschiedenen Verhaltens direkt nachzuwei Als Methode diente die kolorimetrische Bestimm nach MENDEL-GOLDSCHEIDER. Zunächst seien die Dorsch gewonnenen Resultate kurz besprochen.

I. Frisches Blut von gesunden, durch Erstick getöteten Fischen, luftgesättigt.

(a) 0·099[1])
(b) 0·104
(c) 0·106
(d) 0·185

II. Frischblut, getrennt nach Plasma und B körperchen

Plasma 0·07
Blutkörperchen 0·033

III. Herzblut, durch Schlag getöteter, gesu Dorsche.

(a) 0·051
(b) 0·063

[1]) Die angegebenen Zahlen sind keine Milchsäurew sondern geben nur die Messung in Kolorimeter a grösser die Zahl ist, desto höher ist der Milchsäureg

Blut gesunder Fische, abends gewonnen, über
im Eisschrank.
(a) 0·166
(b) 0·223

(a). Dasselbe Blut bis nachmittags $^1/_2$ 5 unter
toff.
(c) 0·288

tprobe von I(c) über Nacht bei Zimmertem-
ır im Tonometer.
(d) 0·182

Blutprobe I(d) zwei Stunden lang mit O_2-
n Gas gesättigt
(a) 0·225

selbe bis nachmittags in O_2-armem Gemisch im
neter.
(b) 0·324

Blut sterbender Dorsche mit dreieckigen Blut-
rchen.
(a) 0·302
(b) 0·285

nsolches Blut, getrennt nach Plasma und Blut-
rchen.
Plasma (c) 0·387
Blutkörp. (d) 0·268

t VI(a) längere Zeit an Luft geschüttelt, mit
niak versetzt bis die Blutkörperchen sich
len.
(e) 0·20

t VI(b) längere Zeit mit Luft geschüttelt bis
utkörperchen wieder normal.
(f) 0·125

dieser kurzen Zahlenübersicht ergeben sich
die folgenden Tatsachen. Das Blut des
nes enthält stets Milchsäure. Die beim Tier ohne
iche Beeinflussung des Blutes erhaltenen Werte
nken zwischen 0·05 beim Herzblut schnell
ter Fische und 0·30 beim Herzblut sterbender
he mit dreieckigen Blutkörperchen, also minde-
m Verhältnis wie 1·6. Die ersten Werte beziehen
uf Blut, dessen Milchsäureprobe nur ganz
h rosa gefärbt war, also nur sehr wenig Milch-
enthielt. Das Blut gesunder Tiere, die man
ft ersticken lässt, was in wenigen Minuten
ht, enthält, wie I(a)—(d) zeigt, grössere Werte
s Blut schnell getöteter Fische. Im übrigen
man, wenn man das Blut kranker Tiere mit
ieht, sämtliche Übergangswerte zwischen I und VI erhalten. Nach den allerdings nur wenigen Beobachtungen II(a), (b) und VI(c), (d) enthält beim Dorsch das Plasma stets mehr Milchsäure als die Blutkörperchen. Die Blutkörperchen gesunder Tiere scheinen sogar, wie II(b) zeigt, so gut wie keine Milchsäure zu enthalten: die betreffende Probe war fast ungefärbt. Das Serum ist also in bezug auf die Blutkörperchen stets hypertonisch. Die Versuche VI(e) (f) lehren, dass Vorgänge, durch welche die dreieckigen Blutkörperchen in die normale Ovalform zurückverwandelt werden, mit einer wesentlichen Verringerung der Milchsäure einhergehen. Es wird hierdurch erneut wahrscheinlich gemacht, dass die Milchsäure die Ursache für die eigentümliche Deformierung der roten Blutkörperchen ist. Aus den aufgezeichneten Zahlen ergibt sich ferner, dass sich Milchsäure bildet, wenn das Blut längere Zeit stehen bleibt. Ich habe diese Einzelfrage nicht näher verfolgt. Es bleibt daher ungewiss, ob die Säure im Stoffwechsel oder Blutkörperchen entsteht oder bakterieller Herkunft ist.

Die Wirkung der Milchsäure auf die Sauerstoffkapazität der Blutkörperchen.

Wir haben nunmehr erkannt, dass das Blut sterbender Dorsche, dessen rote Blutzellen dreieckig geworden sind, sich durch einen ausserordentlichen Reichtum von Milchsäure auszeichnet. Es soll jetzt untersucht werden, wie die Säure auf die Hauptfunktion der Erythrocyten, die Sauerstoffübertragung, wirkt.

Vorweg sei bemerkt, dass das arterielle, sauerstoffgesättigte und das venöse, sauerstoffarme Dorschblut sich hinsichtlich ihrer Färbung viel mehr voneinander unterscheiden als dieses vom Säugetierblut gilt. Das O_2-gesättigte Blut eines gesunden, frischen Dorsches ist von bedeutend hellroter Farbe, das venöse ist beinahe schwarz. Die Farbe des Blutes ist also ein vorzügliches Indizium seines Sauerstoffgehaltes. Wenn man nun Blut aus dem Herzen verschiedener Dorsche nimmt, gesunder und kranker, frischer und matter Tiere, und es im Porzellanschälchen längere Zeit mit einem Streichholz an der Luft umrührt, so kann man bei der nötigen Zahl verschiedener Blutproben sämtliche Übergänge vom hellroten über purpurrotes bis zum schwärzesten Blut beobachten. Nun wissen wir bereits, dass die purpurfarbenen und schwarzen Blutsorten milchsäurereich sind, und so ergibt sich unmittelbar der Schluss, dass durch die Milchsäure die Sauerstoffkapazität des Frischblutes herabgedrückt wird. Eine neue Erkenntnis ist dieses keineswegs, wir wissen, besonders durch die Studien von Green und Root 1934, dass dieses allgemein für Säuren gilt. Für unser Problem ist aber diese Frage von ganz besonderer Bedeutung, sie sei daher im folgenden experimentell etwas näher untersucht.

Die nachfolgende Tabelle zeigt zunächst, dass das Dorschblut je nach seiner Beschaffenheit eine sehr verschiedene Sauerstoffkapazität besitzt.

Sauerstoffaufnahme von 1 c.c. reduzierten Dorschbluts verschiedener Herkunft.

Im Barcroft

Fischart	Zustand des Fisches	Ansteigen des Manometers nach Schütteln des Blutes in Luft	
Dorsch	gesunde, frisch gefangene Fische, Blut hellrot	15·5	Teilstriche
		10·0	—
		18·0	—
		12·0	—
		17·5	—
		14·0	—
—	sterbende Fische m. dreieckigen Blutk., Blut dunkel	5	—
		5	—
		5	—
		4	—
		5·5	—
—	gesundes Blut, über Nacht im Eisschrank	9	—
Kliesche (*Platessa limanda*)	gesunde Fische, Blut hellrot	13	—
		17	—
	sterbende Fische, Blut dunkel	2	—

Die Tabelle lehrt, dass die Sauerstoffkapazität des Blutes sterbender Dorsche auf 50—30 % derjenigen des Frischblutes herabgedrückt ist, bei der Kliesche sogar auf 25 %. Es ist offenbar, dass hierin die eigentliche Todesursache der Tiere gelegen ist, die nicht mehr imstande sind, ihren Sauerstoffbedarf zu decken.

Die Verringerung der Sauerstoffkapazität des kranken Blutes hat zwei Wurzeln. Zunächst kann als sicher gelten, dass die Oberfläche der osmotisch veränderten Erythrocyten sich erheblich verdickt, sodass der Sauerstoff nur noch schwer eindringen kann. Einen sicheren Hinweis hierfür ergibt schon das Verhalten des Blutes gegenüber hämolytisch wirkenden Stoffen. 1c.c. normalen Blutes kann durch Zusatz von 1—2 Tropfen Saponinlösung sehr leicht hämolysiert werden. Dem kranken, dreieckige Blutkörperchen enthaltenden Blut muss wesentlich mehr Saponin zugesetzt werden (8—10 Tropfen), mitunter ist es überhaupt unmöglich, es zur Hämolyse zu bringen. Den hauptsächlichsten Beweis dafür, dass die Verdichtung der Zellmembran und das Auskristallisieren des Hämoglobins in den Blutkörperchen die O_2-Aufnahme erschwert, sehe ich darin, dass die O_2-Aufnahme erheblich wächst, wenn die Blutkörperchen zerstört werden. An sich ist dieses interessante Phänomen, auf das hier nicht näher eingegangen werden kann, beim Fischblut fast stets zu beobachten. Aber der Unterschied zwischen der Aufnahmefähigkeit normalen und hämolysierten Blutes ist beim kranken Blut erheblich grösser als beim normalen. Dieses beweist die nachstehende Tabelle.

Tierart	Zustand des Blutes	O_2-Aufnahme
Platessa limanda	frisch	Blk. intakt 13
		haemol. 13
	sterbend	Blk. intakt 2
		haemol. 8
Gadus morrhua	frisch	Blk. intakt 13; 1
		haemol. 14; 15·5
	über Nacht im Eisschrank	Blk. intakt 9
		haemol. 15
	sterbend	Blk. intakt 5; 5·5
		haemol. 8·5; 9·1

Man sieht, dass sich beim frischen Blut die Aufnahme, wenn überhaupt, nur um wenig vergr sert, etwa um 8 %, beim Blut sterbender Tiere h gegen um nahezu die Hälfte, bei der Kliesche dem beschriebenen Falle sogar auf das Vierfac

Aus den angegebenen Zahlen ist indessen ersic lich, dass das kranke Blut auch nach der Hämol noch nicht die volle Aufnahmefähigkeit zurückerla hat. Dies ist offenbar auf die Wirkung der im Ser enthaltenen Milchsäure zu beziehen. Ich kann zv für diese Behauptung nicht den vollgültigen Bew liefern, ihre Richtigkeit ergibt sich aber wohl Genüge aus folgendem: Zusatz von Alkalien, die, schon geschildert wurde, die dreieckigen Blutkörp chen zur Quellung und zur Abrundung führt, ma das Blut wieder hellrot. Mitunter geschieht d bei dunklem, purpurfarbenen Blut mit blitzarti Schnelle. Die hellrote Farbe ist aber, wie wir sch wissen, ein klares Indizium für eine grosse Sauerst kapazität. Dass durch Alkalien die Milchsäure Blutes verringert wird, geht aus dem folgenc Versuche hervor, der schon in der ersten Tab aufgeführt ist und hier noch einmal kurz hervor hoben sei.

Blut eines sterbenden Dorsches, sehr dunkel, Blutkörperchen dreieckig
Milchsäuregehalt 0·

Dasselbe nach Zusatz von Ammoniak und Hellrotwerden Milchsäuregehalt 0·

Es kann also im Ganzen wohl als bewiesen gelt dass die Milchsäure auf doppelte Art die Sauerst kapazität der Erythrocyten herabsetzt. Erstens du seine osmotische Wirkung, durch welche die Dich keit der Zellwand sich erhöht und zweitens du seine Wirkung auf das Hämoglobin, dessen O_2-Ka zität es unmittelbar verringert.

Es kann also mit genügender Sicherheit behaup werden, dass die im Blute sich anhäufende Mil säure die letzte Ursache des Erkrankens und S bens der Dorsche in den beobachteten Fällen Um zu einem abschliessenden Urteil zu komm wäre es daher jetzt notwendig zu erforschen, diese Milchsäure herkommt. Ich habe dieses a selbst bisher nicht tun können und muss mich da mit den folgenden Hinweisen begnügen. An sich zweierlei möglich: die Milchsäure kann aus

reben stammen oder im Blut selbst entstehen. gebe der ersten Möglichkeit den Vorzug, denn Bildung im Blute ist bisher nur für Blut ausser- des Tierkörpers bekannt und kann auch auf terielles Geschehen bezogen werden.

ist für die Säugetiere nachgewiesen worden, nach heftigen Muskelbewegungen der Milch- egehalt im Blut sehr ansteigt, diese Milchsäure mt letzten Endes aus den Muskeln. Es ist sicher- anzunehmen, dass beim gefangenen, heftig zap- den Fisch dasselbe eintritt.

ALL, GRAY und LEPKOWSKY 1926 haben speziell den Dorsch zeigen können, dass das Blut bei ickung im geschlossenen Gefäss sich sehr eindickt, ei die Blutkörperchenzahl per c.c. auf etwa das pelte steigt. Dies ist ohne Zweifel die Wirkung von der Muskelmilchsäure ausgeübten osmotischen cks. Vermutlich geht dieser Eindickungsprozess n, und erst, wenn die osmotischen Kräfte sich germassen ausgeglichen haben, tritt Milchsäure in Blut über. Dass dies auch beim Fisch geschieht, nindestens wahrscheinlich nach dem, was wir von anderen Tieren wissen.

Wenn die Milchsäure im Blutserum des gefange- Fisches ein gewisses Mass erreicht hat und durch Atmung nicht mehr genügend beseitigt werden n, übt sie auf die Blutkörperchen die beschriebenen lerblichen Einflüsse aus: die Fähigkeit der Sauer- aufnahme sinkt. Das Blut kommt jetzt unzurei- d gesättigt in die arteriellen Gefässe und gibt zu ig Sauerstoff an die Gewebe ab. Die Folge ist, dass sich noch mehr Milchsäure bildet, die das Blut noch schlechter macht. Wir haben es also mit einem Kreisprozess zu tun, dessen Phasen sich gegenseitig verstärken.

Das Fazit der ganzen Betrachtung ist die Erkenntnis, dass bei dem geschilderten Krankheitsbild, das den Eindruck einer Erstickung des Fisches macht, eine Erkrankung des Blutes vorliegt. Als Grund erkannten wir die schädliche Wirkung der Milchsäure, und als Heilmittel in Aquarien oder Hälterbecken kann wahrscheinlich die Alkalisierung des Wassers empfohlen werden. Für den Fisch ist der pH des Wassers meist viel wichtiger als der Sauerstoffgehalt. Der Praxis sage ich hiermit allerdings kaum etwas Neues. Von befreundeter Seite wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass es in manchen Ländern schon seit langer Zeit Sitte ist, dem Wasser Soda zuzusetzen, um Karpfen und andere Fische am Leben zu erhalten.

Literatur.

A. B. DAWSON. Intracellular crystallization of Haemoglobin in the erythrocyts of the northern pipefish, *Syngnathus fuscus*. Biol. Bull. 63, 1932.

R. W. ROOT and A. A. GREEN. The effect of acidity on the carbon monoxide combining power of hemoglobin in the blood of marine fishes. J. Biol. Chem. 106, 1934.

YOFFEY. A contribution to the study of the comparative histology and physiology of the spleen. . . J. Anat. 63, 1929.